

RECHERCHES SUR LES ÉPIDERMES FOLIAIRES DES PHILIPPIA DE
MADAGASCAR; UTILISATION DE LEURS CARACTÈRES COMME
BASES D'UNE CLASSIFICATION

(avec notes biologiques de M. H. HUMBERT).

PAR M^{me} L. LAVIER-GEORGE.

Les *Philippia* sont des Ericacées de la tribu des Ericoïdées, propres aux montagnes de Madagascar, des îles voisines et de l'Afrique.

Toutes les *Philippia* de Madagascar, à l'exception d'une seule variété (*P. floribunda* var. *orientalis*) qui se rencontre jusqu'au littoral oriental, appartiennent au domaine des Hauts Plateaux et des montagnes du Centre¹, comprenant des massifs cristallins (gneiss et granites) et des reliefs volcaniques. La caractéristique climatique essentielle intéressant directement la biologie de ces plantes, c'est l'alternance très fréquente d'une vive insolation (liée à un abaissement très notable du degré hygrométrique) et d'une nébulosité due au brouillard de montagne ou à un plafond bas de nuages continus (liée à une élévation du degré hygrométrique pouvant aller jusqu'à la saturation). Ces contrastes sont particulièrement accusés sur les crêtes dominant le rebord oriental des hauts plateaux, où la végétation est soumise alternativement à des périodes de sécheresse intense et d'humidité extrême, alternances pouvant se répéter presque journellement, surtout au début et à la fin de la saison des pluies. Les *Philippia* sont essentiellement des plantes héliophiles. Dans la végétation primaire intacte, elles habitent, suivant les espèces, deux types principaux de stations :

1^o Les rochers, escarpements, ravins, aux emplacements non occupés par des arbres susceptibles de les dominer; lorsque des circonstances locales permettent la concurrence de végétaux plus

1. Ce domaine a été défini par :

PERRIER DE LA BATHIE (H.). La Végétation malgache. *Ann. Mus. Col. de Marseille*, 3^e série, 9^e vol., 1921.

HUMBERT (H.). La destruction d'une flore insulaire par le feu. Principaux aspects de la Végétation à Madagascar. *Mém. Acad. malgache, Tananarive*, t. V, 1927.

— La disparition de certains types de Végétation autochtone à Madagascar. *Archives du Muséum*. Vol. du Tricentenaire. 1935.

Bulletin du Muséum, 2^e s., t. VIII, n^o 2, 1936.

élevés qu'eux, ils sont éliminés dès que le couvert de ceux-ci les domine ; aussi sont-elles particulièrement abondantes sur les crêtes rocheuses où avec d'autres arbustes sclérophylles elles forment une « brousse éricoïde ».

2° Les dépressions plus ou moins tourbeuses des sols sablo-humifères acides dans les vallons granitiques, gneissiques, ou parfois volcaniques des montagnes.

Ces deux types de stations sont susceptibles de se dessécher intensément. D'autre part, dans la végétation secondaire, plusieurs espèces du premier des deux types de stations ci-dessus mentionnées se répandent dans les aires déforestées, y constituant des formations qu'il ne faut pas confondre avec celles de la brousse éricoïde vierge : Ce sont les « Savoka »¹ à *Philippia*, rappelant certains aspects de nos landes à Bruyères. Ces « Savoka » peuvent être, dans les premiers stades de leur développement, le rendez-vous d'espèces assez variées. Lorsque les feux de brousse se répètent, ils amènent, corrélativement, à la dégradation du sol superficiel, la régression de la formation dans laquelle se maintiennent seules pendant un laps d'années variable suivant les conditions locales quelques espèces rejetant de souche plus longtemps que les autres. Dans cette végétation secondaire, les espèces offrent souvent des variations dues d'abord aux conditions de milieu quelque peu différentes de celles offertes par leurs stations originales, puis et surtout au déséquilibre répété que produit dans leur métabolisme général l'action périodique des feux².

Les nombreuses espèces de ce genre ont toutes des feuilles petites, souvent minuscules, des fleurs petites aussi, verdâtres ou brun-rougeâtres, d'une grande similitude d'aspect, aussi leur distinction spécifique est-elle très malaisée. ALM et FRIES³ créent les sous-genres, *Afrophilippia* à fleurs trimères et *Ericopsis* à fleurs tétramères et divisent ce dernier groupe en deux sections : *Euphilippia* Benth. à anthères soudées et *Eleutherostemon* Klotz, à anthères libres ; ils créent également un genre *Mitrastylus* comprenant une espèce trimère et une espèce tétramère. Presque en même temps H. PERRIER DE LA BATHIE⁴ partage les *Philippia* en deux sections, *Cornigeræ* et *Discoïdales*, d'après la forme du stigmate, les divisions en groupes étant faites d'après différents caractères caulinaires, floraux

1. Terme indigène désignant plusieurs types de végétation secondaire.

2. Les renseignements précédents m'ont été communiqués par M. H. HUMBERT.

3. ALM (C. G.) und TRIES (T. C. E.). Monographie der Gattungen *Philippia* Klotzsch., *Mitrastylus* nov. gen. und *Ericinella* Klotzsch. *Kunigl. sv. vet. Ak. Handl.*, 3^e série, IV, 1927, n° 4.

4. PERRIER DE LA BATHIE (H.). Les *Philippia* de Madagascar. *Arch. Bot.*, I, mém. n° 2, 1927.

ou foliaires. Puis ¹ après avoir pris connaissance du travail des auteurs suédois, il modifie cette première classification, mais en conservant toujours le groupe de *P. pilosa* (ancienne section *Cornigerae*), avec stigmaté à collerette plus ou moins réfléchi et les groupes de *P. ciliata*, *P. trichoclada*, *P. cauliflora*, *P. gracilis*, *P. floribunda* à collerette stigmatique horizontale et à lobes septaux plus ou moins adnés (ce qui correspond en somme à l'ancienne section *Discoïdales*).

Cependant la coalescence des filets et des anthères n'a aucune fixité et on observe des formes de passage entre la section *Euphillippia* et la section *Eleutherostemon*. De même la forme des stigmatés est variable ; PERRIER DE LA BATHIE (1930) montre que la forme du stigmaté des *Cornigerae* passe graduellement à la forme du stigmaté des *Discoïdales*. Il constate que les caractères staminaux et stigmatiques « ont infiniment moins de valeur dans le genre *Philippia* que la nature des poils », mais il conserve une classification basée sur la forme du stigmaté.

L'étude des feuilles m'a amenée à utiliser leurs caractères épidermiques comme bases d'une classification, à préciser par des caractères nettement définissables les constantes spécifiques et les moyens de discrimination différentielle. Un certain nombre d'auteurs ont utilisé le développement, la structure, la distribution des cellules épidermiques, souvent en vue d'une application à la systématique ². J'ai travaillé sur le matériel d'herbier mis à ma disposition par M. le Prof. H. HUMBERT. A cause de la ténuité des feuilles et de l'opacité de leurs tissus j'ai dû utiliser l'immersion 1/15 à l'huile et mettre au point une technique d'éclaircissement : placées dans l'hypochlorite de sodium à froid, portées à l'ébullition pendant quatre à cinq secondes, les feuilles doivent rester ensuite dans ce liquide, pendant un temps variant de une heure à vingt-quatre heures suivant les espèces, jusqu'à décoloration. Après un séjour également variable dans le chloral-lactophénol ³, elles deviennent complètement transparentes. Les feuilles, montées dans ce liquide entre deux lamelles lutées à la gomme au chloral ⁴ ont

1. PERRIER DE LA BATHIE (H.). Au sujet des *Philippia* de Madagascar et de quelques espèces ou variétés nouvelles recueillies par M. HUMBERT au cours de ses dernières missions. *Arch. Bot.*, t. IV, n° 3, 1930.

2. Consulter à ce sujet :

LINSBAUER. Handbuch der Pflanzenanatomie, t. IV. Berlin, 1930, qui résume la littérature antérieure sur cette question, et

PRAT (H.). L'épiderme des Graminées. Étude anatomique et systématique. *These Sciences*. Paris, 1931, qui utilise surtout la « répartition organique » des cellules épidermiques dans la classification des Graminées.

3. Hydrate de chloral crist., 2 parties (en poids) ; acide phénique neige, 1 partie ; acide lactique pur, 1 partie.

4. Eau distillée, 50 cm³ ; hydrate de chloral, 50 gr. ; glycérine, 20 cm³ ; gomme arabique, 30 gr.

été examinées successivement sur chacune de leurs faces à l'Ultrapak, ce qui permet l'étude des épidermes de face sans nécessiter aucun prélèvement, de sorte que les rapports anatomiques sont respectés. Pour obtenir de bonnes coupes transversales (milieu du limbe), j'ai collé ces petites feuilles entre deux demi-cylindres de moelle de sureau avec du sirop de gomme arabique au formol¹, qui les maintient bien en place après dessiccation et dont on se débarrasse ensuite facilement par un lavage à l'eau.

Comme le montrent les coupes transversales (pl. I, II, III), les feuilles présentent une crypte dorsale très marquée, où sont localisés les stomates (pl. IV et V), toujours plus abondants dans les replis latéraux². Le chlorenchyme comprend une assise palissadique latéro-ventrale et plusieurs assises de cellules parenchymateuses, arrondies ou rameuses, avec de gros cristaux d'oxalate de calcium³. La nervure principale est entourée totalement ou en partie par de grosses fibres courtes ; suivant les espèces, elle touche l'épiderme dorsal, ou bien elle en est séparée par une ou plusieurs assises parenchymateuses. L'observation des faisceaux et du chlorenchyme ne m'a pas donné de caractères différentiels suffisants, mais l'étude des épidermes⁴ m'a permis de mettre en évidence des détails que leur netteté et leur constance rendent utilisables dans une classification et qui apportent une contribution à la révision systématique du genre : 1^o structure des glandes à long pédicelle glabre ou hérissé de poils à la base ; 2^o nombre et aspect des couches cuticulaires ; 3^o relief cuticulaire ; 4^o nature des poils ; 5^o caractères des stomates ; 6^o « petites glandes » sessiles ou subsessiles à aspect de figure sèche ou de chou-fleur.

J'ai étudié les feuilles les plus rapprochées des fleurs parce que leur croissance rapide fait qu'elles échappent plus que les autres à l'action du milieu. Ceci est particulièrement net pour les épidermes de ces feuilles chez certaines espèces ayant normalement le port d'arbres de 5 à 6 mètres de haut et qui peuvent arriver à prendre sous l'action des feux de brousse répétés le port de plantes basses et tortueuses. J'ai comparé des feuilles homologues, provenant de *Philippia* de stations variées. J'ai remarqué que les « épidermes ventraux caractéristiques », c'est-à-dire ceux auxquels les conditions externes (surtout radiations solaires, teneur de l'air en vapeur d'eau, teneur du sol en eau) impriment seulement des variations quantitatives mais non qualitatives sont ceux qui se trouvent

1. Gomme arabique, 300 gr. ; eau distillé, 700 cm³ ; formol, 20 cm³.

2. Le grand axe de ces deux planches est parallèle à la nervure principale des feuilles, ce qui permet de voir facilement l'orientation des fentes stomatiques.

3. Indiqués par des points dans les planches I, II, III.

4. Examinés à l'immersion 1/15 à l'huile, dessinés à la chambre claire et réduits ensuite au tiers.

dans la région médiane du limbe, entre la nervure principale et le bord marginal ; ce sont ces épidermes, ainsi que les stomates de la fente dorsale qui sont étudiés dans les pages suivantes :

GROUPE I

GLANDES LONGUEMENT PÉDICELLÉES

a) Présence de « petites glandes ».

1. *Philippia isaloensis* H. Perrier de la Bâthic 1927.

Limbe ovale-aigu, cordiforme à la base. Cristaux d'oxalate de calcium dans le parenchyme marginal. Fente dorsale étroite. Nervures bien visibles (pl. I, D). Épiderme ventral formé de cellules

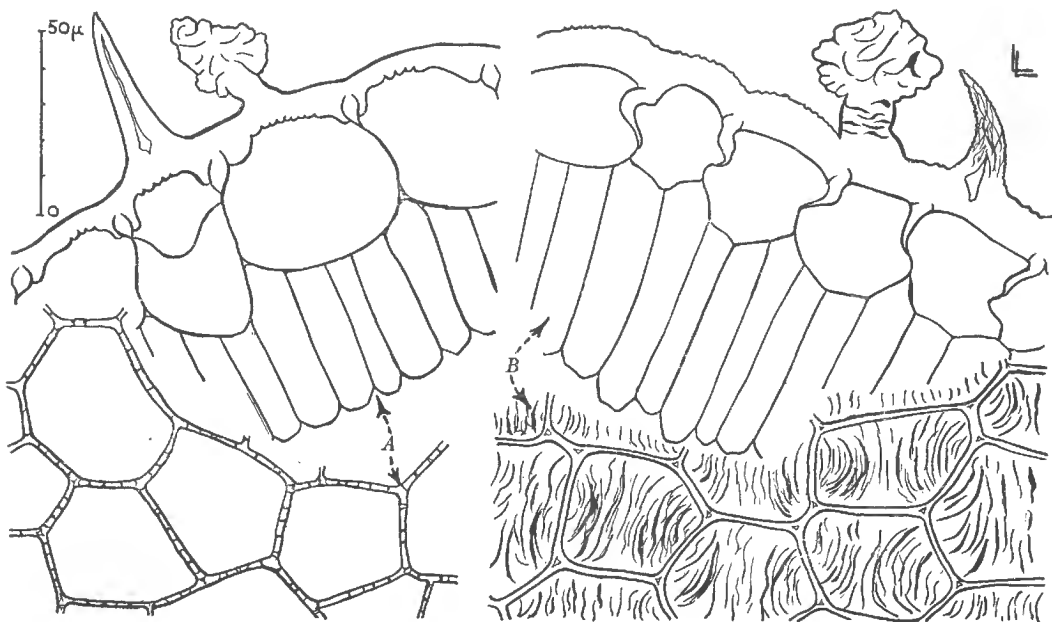


FIG. 1. — A, *P. isaloensis* ; B, *P. Parkeri*.

arrondies, parfois dédoublées. Cuticule lisse ainsi que les poils. Couche cuticulaire homogène, à bord interne festonné. Parois des cellules épidermiques avec nombreuses perforations (fig. 1 A). Cellules stomatiques à parois trilobées entourées chacune par quatre à cinq poils fortement ornés, de même type que ceux qui recouvrent toute la crypte dorsale (pl. IV b).

2. *Philippia Parkeri* Baker 1882.

Limbe lancéolé ; glande terminale toujours plus longue que les autres ; toutes présentent des poils sur environ le cinquième de

leur extrémité proximale¹. Cristaux d'oxalate de chaque côté de la nervure médiane, bien visible (pl. I, C). Épiderme ventral à couche cuticulaire homogène, cuticule plissée ainsi que la surface des poils. Plissements cuticulaires, de face, parallèles vers le milieu des cellules, et divergents en courbes irrégulières vers les bords. Cloisons des cellules épidermiques très épaisses du côté externe (fig. 1, B). Cellules stomatiques à bords réguliers, entourées par quatre poils (pl. IV, c.)

Ces deux espèces ont des épidermes de même type, différant par les plissements cuticulaires et la pilosité des glandes de la deuxième. D'ailleurs la collerette stigmatique de *P. Parkeri* se rapproche de celle des *P. isaloensis* récoltés par HUMBERT sur l'Isalo en 1928 et, à mon avis, la création du genre *Mitrastylus* n'est pas justifiée.

b) Absence de « petites glandes ».

3. *Philippia hispida* Baker 1887.

Feuilles ovales larges, fente dorsale large bordée de glandes. Glande terminant le limbe plus longue que les autres. Nervures bien visibles. Pas d'oxalate (pl. I, B). Épiderme ventral à cuticule légèrement ondulée, poils lisses, couche cuticulaire homogène, parois radiales des cellules épidermiques très épaisses comme dans *P. Parkeri*. Cellules stomatiques au niveau de l'épiderme dorsal, entourées par six à huit poils (pl. V, b).

4. *Philippia hispida* var. *angustifolia* H. Perrier de la Bâthie 1927.

Limbe elliptique lancéolé, fente dorsale étroite non bordée de poils. Cristaux d'oxalate. Nervures pas visibles (pl. I, A). Cuticule de l'épiderme ventral avec plissements parallèles au grand axe de la feuille. Poils à surface légèrement plissée ; cellules épidermiques sans perforations. Glandes à pédicelle long, dont la base est hérissée de poils, et glandes à pédicelle plus court mais de même type. Stomates semblables à ceux de *P. adenophylla*. Tous ces caractères tant macroscopiques que microscopiques, font que cette variété doit être élevée au rang d'espèce².

5. *Philippia aristata* Benth. 1839.

Limbe elliptique ovale rappelant beaucoup l'aspect de celui de *P. oophylla* (pl. I, G), mais sans nervure visible et avec fente dorsale elliptique plus large. Glandes à longs pédicelles glabres. Cellules

1. Ces glandes sont de même type que celles de *P. adenophylla* (fig. 3, A).

2. *Philippia angustifolia* (Perr. pro var.) Lavier comb. nov. 1936.

Feuilles généralement verticillées par quatre, allongées, étroites, limbe elliptique lancéolé, fente dorsale étroite non bordée de poils. Faces latéro-ventrales couvertes de poils simples, de glandes subsessiles, de glandes longuement pédicellées, à base hérissée de poils. Etamines libres. Stigmate discoidal.

épidermiques aplaties tangentiellement, à parois radiales très ondulées. Couche euticulaire homogène, cuticule largement ondulée (fig. 3, E). Cellules stomatiques à parois ondulées avec sur chacune deux boutons cellulotiques disposés régulièrement (pl. V, C).

6. *Philippia trichoclada* Baker 1887.

Limbe ovale lancéolé, avec glandes à longs pédicelles hérissés de poils à la base. Épiderme ventral souvent double ; trois couches euticulaires dont les deux plus externes sont séparées en territoires cellulaires. Cuticule s'enfonçant profondément au niveau des cloisons radiales. Poils striés. Cellules stomatiques ressemblant à celles de *P. aristata* (pl. V, C), mais sans boutons cellulotiques.

Les var. *subalbida* et *albescens* H. Perrier de la Bâthie diffèrent du type par la présence de poils simples, striés comme dans *P. trichoclada*, exactement de même nature, mais deux à trois fois plus longs ; de plus ces deux variétés sont semblables entre elles, et une seule devrait être conservée, *subalbida* qui a la priorité.

7. *Philippia Humberti* H. Perrier de la Bâthie 1927.

Feuilles lancéolées terminées par un poil composé très long, droit ou courbé, et parsemées de poils analogues plus courts. Glandes à pédicelles plus courts que dans les espèces précédentes (semblables aux glandes courtement pédonculées de *P. angustifolia*, mais à pédicelle glabre). Fente dorsale large bordée de gros poils ornés. Cristaux d'oxalate de part et d'autre de la nervure principale, qui est bien visible (pl. I, F). Épiderme ventral à cuticule

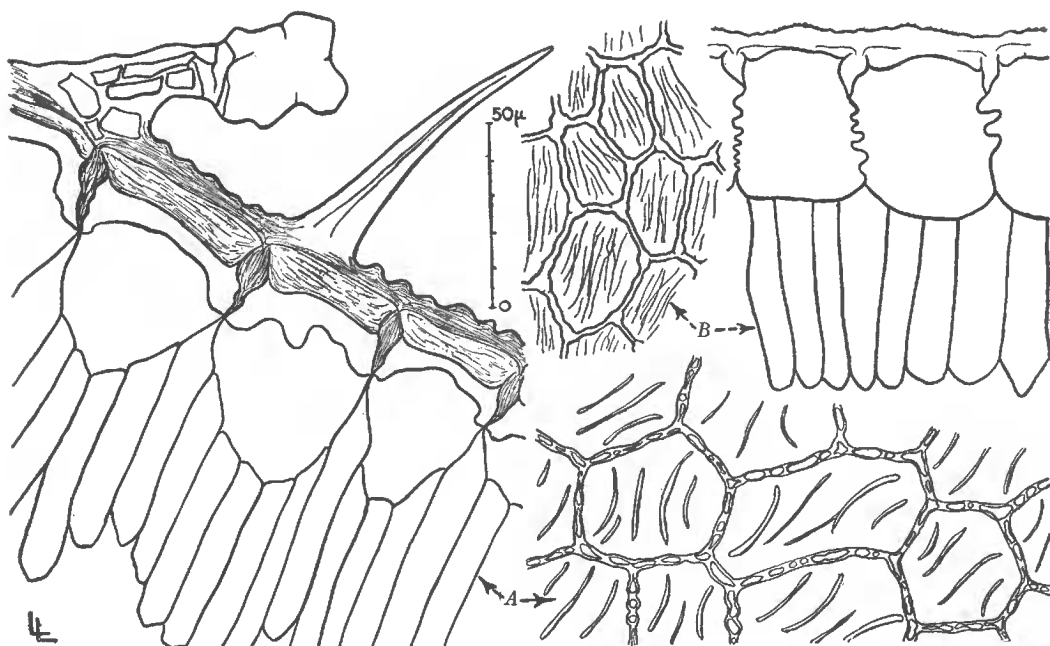


FIG. 2. — A, *P. Humberti* ; B, *P. Betsileana*.

largement ondulée, formant de gros plis divergents. Deux couches cuticulaires. Cellules épidermiques dédoublées, à parois radiales très épaisses. Vues de face les parois de ces cellules présentent des masses allongées ovales fortement biréfringentes (fig. 2, A). Cellules stomatiques légèrement surélevées, deux bords bien marqués, grande chambre sous-stomatique; parois ondulées se continuant par de fins plissements (pl. IV, a).

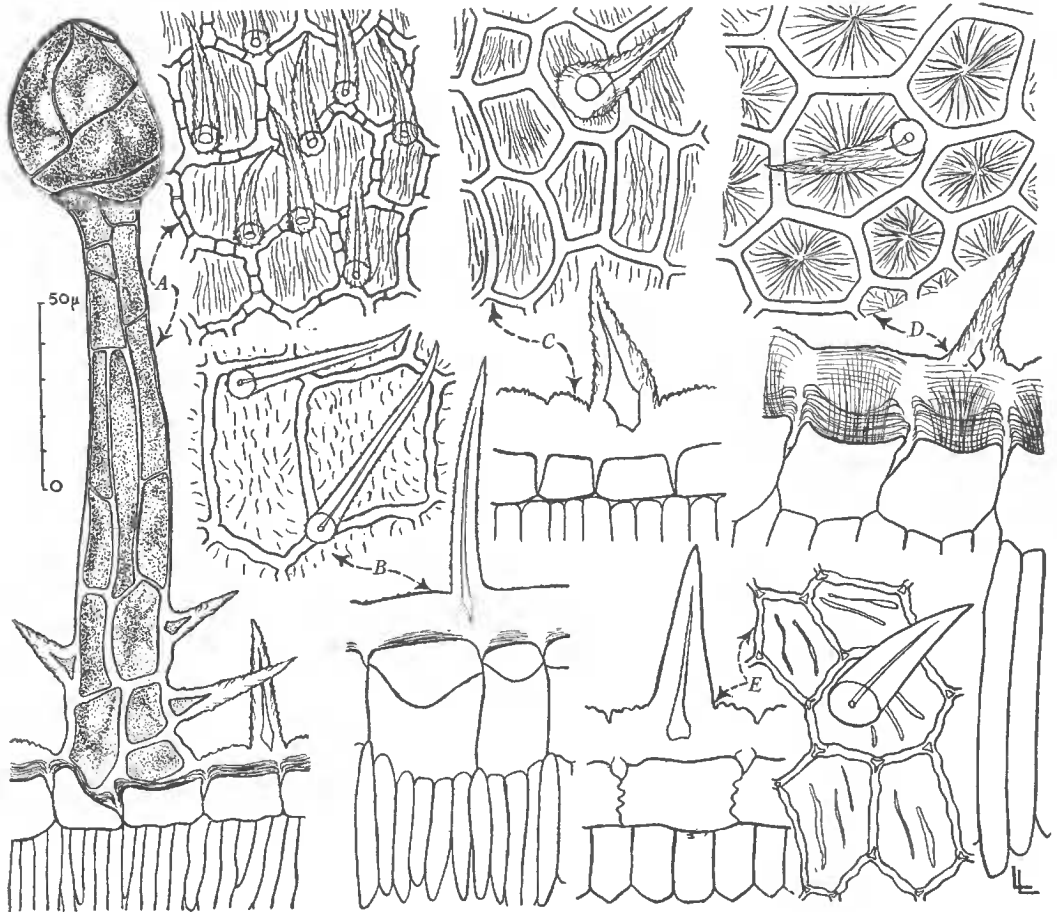


FIG. 3. — A, *P. adenophylla*; B, *P. myriadenia*; C, *P. capitata*; D, *P. andringitrensis*
E, *P. aristata*.

8. *Philippia betsileana* H. Perrier de la Bâthie 1927.

Feuilles oblancéolées terminées par une glande très longuement pédicellée. Fente dorsale étroite bordée de petits poils ornés. Cristaux d'oxalate de part et d'autre de la nervure principale (pl. I, H). Pas de poils sur les faces supérieure et latérales. Cloisons radiales des cellules de l'épiderme ventral très ondulées. Cuticule finement plissée (fig. 2 B). Cellules stomatiques à parois bilobées, entourées chacune par quatre poils (pl. IV, c).

9. *Philippia adenophylla* Baker 1890.

Limbe allongé ovale, fente dorsale étroite non bordée de poils. Cuticule de l'épiderme ventral avec plissements parallèles se continuant à la surface des poils. Deux couches cuticulaires, la plus interne striée tangentiellement. Cellules épidermiques à parois radiales perforées. Base des glandes toujours hérissée de poils (fig. 3, A). Stomates avec cinq cellules annexes, entourées de gros poils courts (pl. V, a).

10. *Philippia minutifolia* Baker 1887.

Feuilles beaucoup plus petites que dans l'espèce précédente. Fente dorsale bordée de poils ornés (pl. I, E). Cuticule plissée ainsi que la surface des poils ventraux. Glandes pilifères à la base. Cellules stomatiques à bords trilobés (pl. V, d). Contrairement à ce que pensent ALM et FRIES, cette espèce ne me paraît pas devoir tomber en synonymie avec la précédente.

11. *Philippia oophylla* Baker 1883.

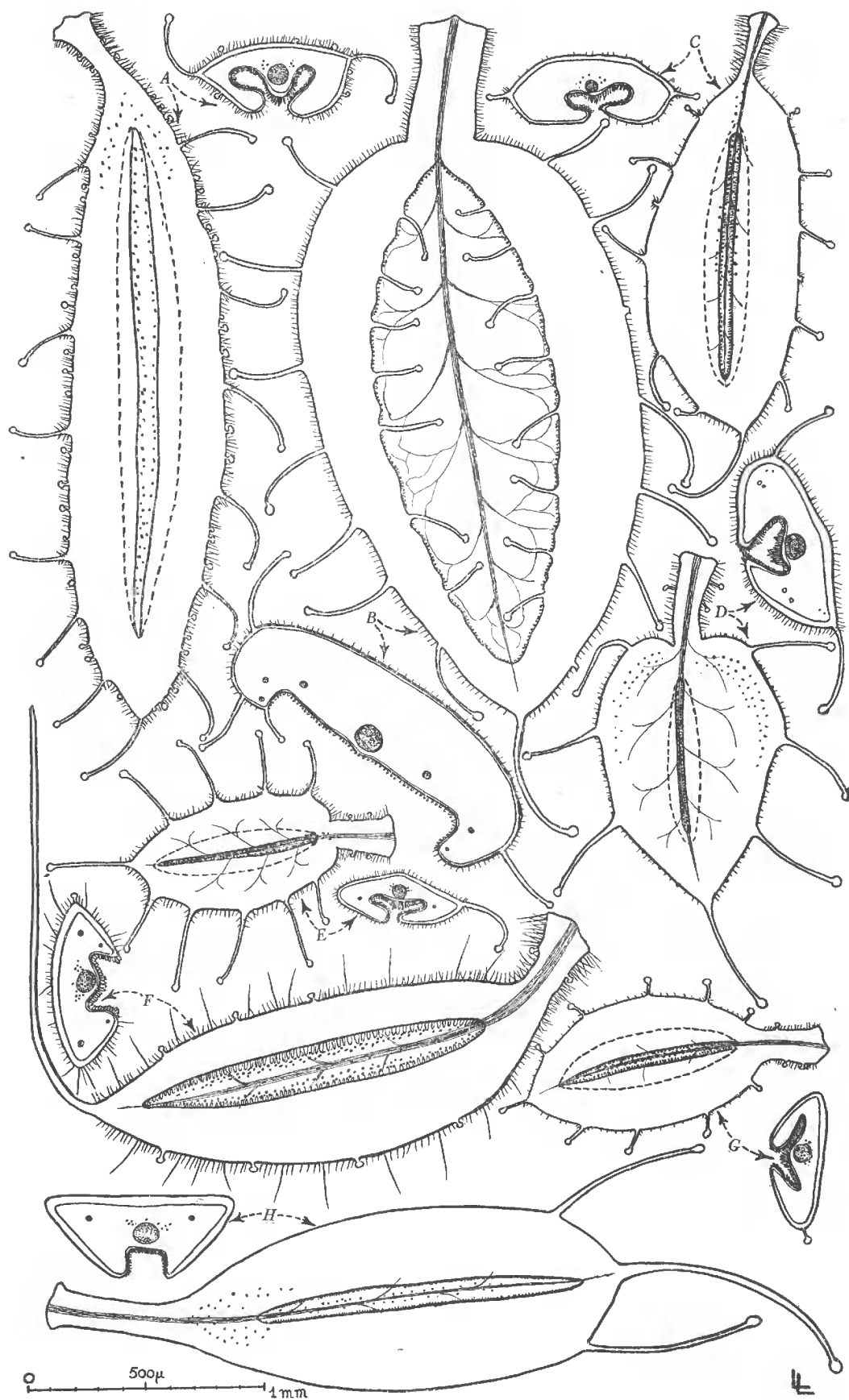
Feuilles ovales larges et courtes, fente dorsale étroite bordée de poils ornés, et ouverte du côté du pétiole. Cristaux d'oxalate de part et d'autre de la nervure principale. Base des glandes hérissée de poils (pl. I, G). Cuticule plissée, ainsi que les poils ventraux, deux couches cuticulaires, la plus externe étant séparée en territoires correspondant à chaque cellule. Stomates avec boutons cellulotiques (pl. V, e).

12. *Philippia myriadenia* Baker 1890.

Feuilles lancéolées cordiformes à la base, fente dorsale large bordée de poils ornés. Nervures bien visibles, cristaux d'oxalate de part et d'autre de la nervure médiane. Glandes pilifères à la base (pl. II, A). Cuticule de l'épiderme ventral avec petites stries très courtes irrégulières, se prolongeant sur les poils. Deux couches cuticulaires non séparées en territoires cellulaires. Cellules épidermiques dédoublées, à parois radiales droites (fig. 3, B). Stomates à bords lisses (pl. IV, e).

13. *P. andringitrensis* H. Perrier de la Bâthie 1927.

Feuilles lancéolées effilées aux deux extrémités, fente dorsale large, bordée de poils ornés assez longs, nervure médiane bien visible, avec poils ornés plus longs à son niveau sur la face dorsale. Cristaux d'oxalate. Base des glandes hérissée de poils (pl. II, E). Cuticule de l'épiderme supérieur ornée de plissements rayonnant vers le centre des cellules. Couches cuticulaires striées tangentiellement et radialement (fig. 3, D). Stomates à bords trilobés, fortement



PL. I. — A, *P. angustifolia*; B, *P. hispida*; C, *P. Parkeri*; D, *P. isaloensis*; E, *P. minutifolia*; F, *P. Humberti*; G, *P. oophylla*; H, *P. betsileana*.

surélevés au-dessus de l'épiderme, et surmontant une chambre sous-stomatique très nette (pl. IV, g).

14. *P. capitata* Baker 1887.

Feuilles ovales-lancéolées, cordiformes à la base. Fente dorsale s'élargissant largement vers le pétiole, et bordée de glandes et de poils ornés. Cristaux d'oxalate de chaque côté de la nervure principale (pl. II, D). Glandes non pilifères à la base. Cuticule finement striée ainsi que les poils, gros et courts de l'épiderme ventral. Couche cuticulaire homogène, cloisons radiales des cellules épidermiques très épaisses (fig. 3, C). Cellules stomatiques à bords trilobés, comme dans l'espèce précédente.

GROUPE II

POILS SIMPLES, COURBES OU DROITS ET TRÈS PETITS, OBLIQUES
PAR RAPPORT A LA SURFACE DU LIMBE.

a) Présence de « petites glandes » et d'oxalate épidermique.

15. *Philippia pilulifera* H. Perrier de la Bâthie 1927.

Limbe allongé ovale. Productions épidermiques visibles seulement à de forts grossissements ; c'est sans doute la raison pour laquelle

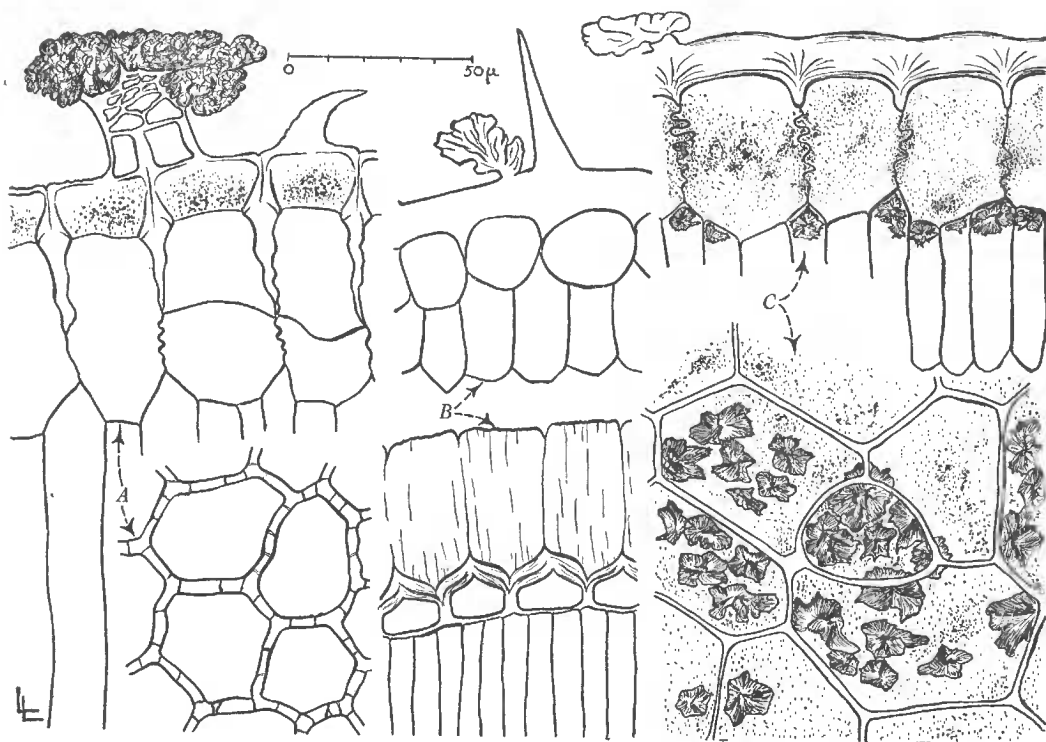
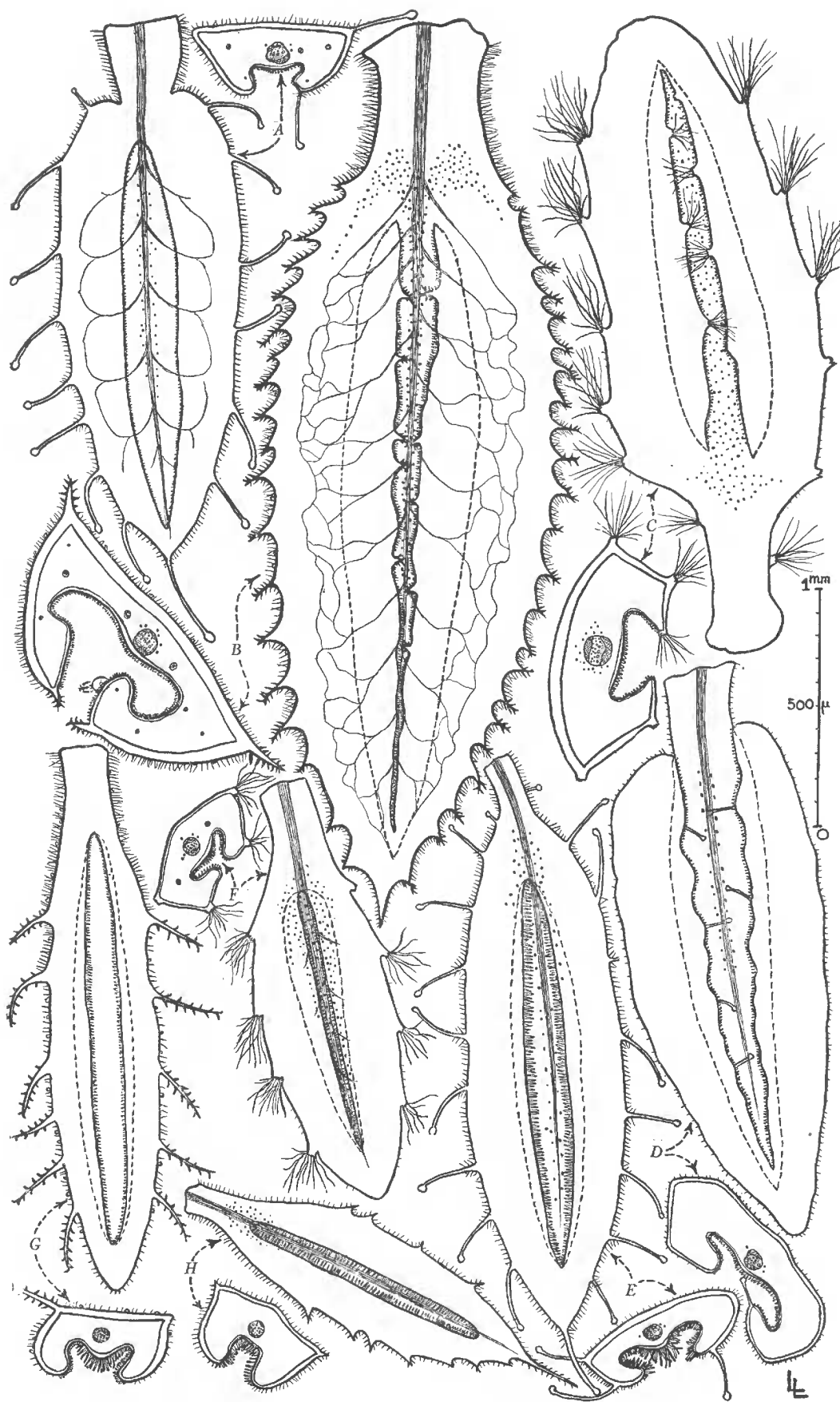


FIG. 4. — A, *P. pilulifera* ; B, *P. floribunda* ; C, *P. heterophylla*.



PL. II. — A, *P. myriadenia*; B, *P. ibytiensis*; C, *P. madagascariensis*;
D, *P. capitata*; E, *P. andringitrensis*; F, *P. pilosa*; G, *P. Danguyana*; H, *P. Jumellei*.

Perrier de la Bâthie indique « l'absence de poils et de cils ». Épiderme ventral à cellules allongées radialement, souvent dédoublées. La zone externe des cloisons radiales est très épaisse, la zone interne mince et ondulée. Relief cuticulaire très faible, visible seulement sur les coupes transversales. Poils très petits, courbes, à surface légèrement striée ; « petites glandes » à aspect de chou-fleur, alors que dans toutes les autres espèces elles ont un aspect figué. Deux couches cuticulaires, l'externe très mince, l'interne cinq à dix fois plus épaisse avec sable d'oxalate bien colorable par le vert d'antracène ; territoires cuticulaires bien nets correspondant à chaque cellule (fig. 4, A). Cellules stomatiques trilobées (pl. V, f). Contrairement à ce que pense PERRIER DE LA BATHIE (2^e Mémoire) cette *Philippia* ne me paraît pas être une sous-espèce de *P. floribunda*, mais bien une bonne espèce.

16. *Philippia heterophylla* H. Perrier de la Bâthie 1927.

Feuilles elliptiques à fente dorsale très étroite bordée de poils ornés ; les deux sortes de feuilles diffèrent seulement par leur taille (pl. III, E). Cuticule lisse, poils lisses, obliques. Couche cuticulaire avec stries rayonnantes partant toujours du sommet des cloisons transversales ; ces dernières sont fortement ondulées. Sable d'oxalate très abondant dans les cellules épidermiques, nettement apparent à travers les couches épidermiques externes, ainsi que les cristaux d'oxalate situés au sommet du parenchyme palissadique (fig. 4, C). Stomates à parois lisses, très fortement surélevés au-dessus de l'épiderme, grande chambre sous-stomatique (pl. V, j). Comme pour l'espèce précédente, et contrairement à l'opinion de PERRIER DE LA BATHIE, je pense que cette *Philippia* est une bonne espèce, et non une sous-espèce de *P. floribunda*.

b) Présence de « petites glandes », absence d'oxalate épidermique.

17. *Philippia floribunda* Benth. 1839.

Feuilles lancéolées à bords marginaux ondulés, earène médiane ventrale, pas de saillie médiane dans la crypte dorsale (pl. III, H). Les feuilles, indiquées comme glabres par PERRIER DE LA BATHIE, présentent toujours de petits poils obliques lisses sur la face dorsale ; cuticule lisse ; couche cuticulaire homogène, cellules épidermiques arrondies (fig. 4, B, en haut). Épiderme latéral caractérisé par une cuticule très faiblement plissée ; couches cuticulaires très épaisses (10 à 15 fois la hauteur des cellules épidermiques), la zone externe striée radialement et nettement distincte de la zone interne (fig. 4, B, en bas).

P. floribunda Benth. var. *orientalis* H. Perrier de la Bâthie.

Feuilles très allongées, étroites, fente dorsale étroite, pas d'oxalate dans le chlorenchyme (pl. III, N). Poils très petits, courbes, à surface striée. Cuticule lisse, trois couches cuticulaires séparées en territoires correspondant à chaque cellule. Cellules épidermiques dédoublées. Cloisons radiales non perforées, épaisses du côté externe, ondulées du côté interne (fig. 5, B).

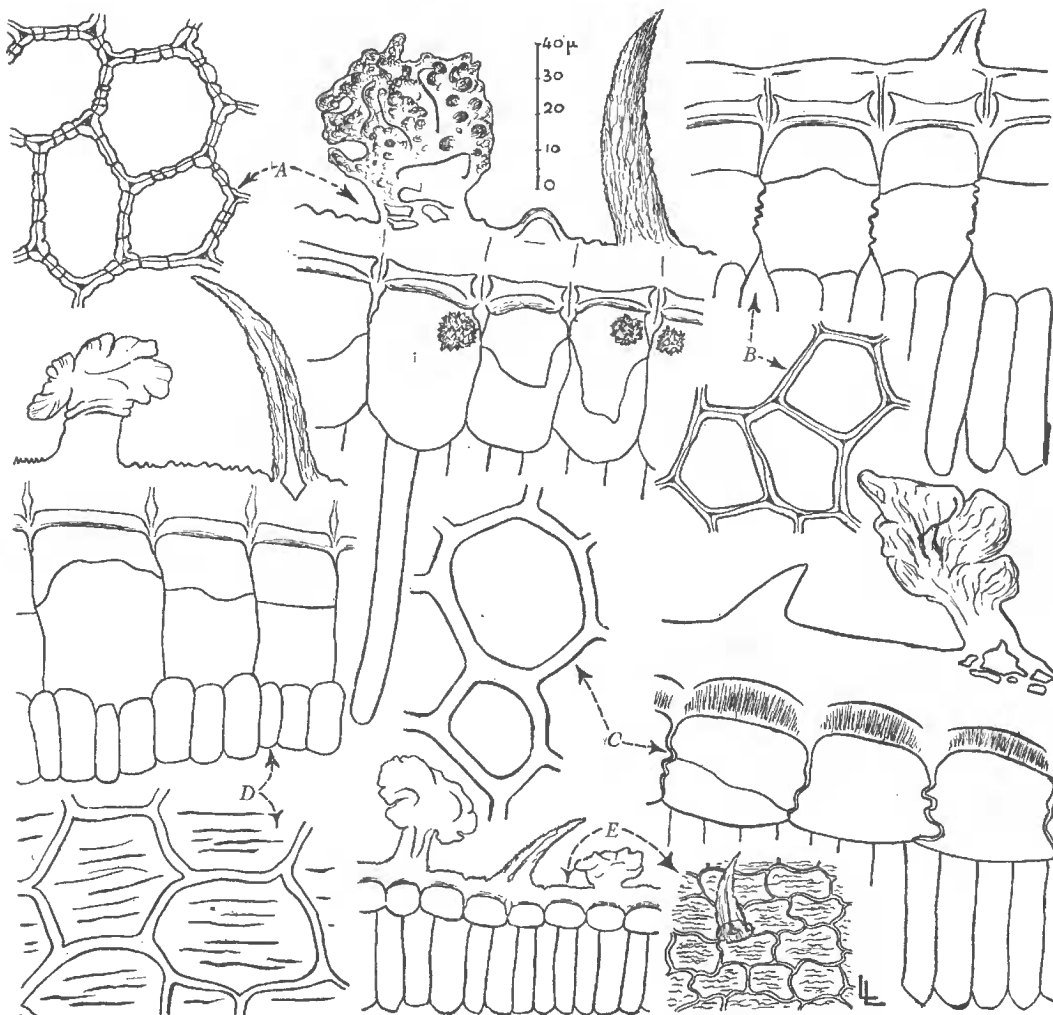


FIG. 5. — A, *P. floribunda* var. *typica*; B, *P. floribunda* var. *orientalis*; C, *P. quadratiflora*; D, *P. densa*; E, *P. tenuissima*.

P. floribunda Benth. var. *typica* H. Perrier de la Bâthie.

Feuilles de même forme que dans la variété précédente, mais poils beaucoup plus longs, courbes, et toujours striés. Cuticule largement ondulée avec, de place en place quelques grosses papilles. Trois couches cuticulaires séparées en territoires correspondant aux cellules épidermiques. Celles-ci sont souvent dédoublées et contiennent



PL. III. — A, *P. latifolia*; B, *P. leucoclada*; C, *P. quadratiflora*; D, *P. ciliata*; E, *P. heterophylla*; F, *P. ciliata* var. *cinerea*; G, *P. oppositifolia*; H, *P. floribunda*; I, *P. tenuissima*; J, *P. Lecomtei*; K, *P. densa*; L, *P. cryptoclada*; M, *P. Viguieri*; N, *P. floribunda* var. *orientalis*; O, *P. Goudotiana*.

fréquemment une mâcle d'oxalate en oursin. Les parois sont perforées (fig. 5, A).

P. floribunda Benth. var. *glandulosa* H. Perrier de la Bâthie.

Diffère nettement des formes précédentes par les glandes longuement pédicellées du limbe. De plus, les anthères soudées, les filets staminaux unis dans le bouton, se séparant ensuite ou restant soudés font penser à une forme de passage au groupe I.

18. *Philippia quadratiflora* H. Perrier de la Bâthie 1927.

Feuilles lancéolées à bords ondulés, fente dorsale large laissant bien voir la nervure médiane. Cristaux d'oxalate dans le parenchyme (pl. III, C). Épiderme supérieur à cuticule lisse, poils très courts, obliques, lisses ; cellules parfois dédoublées, à cloisons radiales épaisses, sinueuses. Deux couches cuticulaires dont l'intérieure est striée radialement (fig. 5, C). P. DE LA BATHIE décrit cette espèce comme « entièrement glabre » et la place « dans le groupe de *P. ciliata*, malgré sa glabrescence, les cils des organes jeunes et les poils de la face inférieure étant nettement ramifiés ». Je n'ai jamais observé de telles ramifications ; je pense que P. DE LA BATHIE, avec un grossissement insuffisant, a confondu les ornements des poils de la crypte avec des ramifications.

19. *Philippia densa* Benth. 1839.

Limbe obovale, extrémité terminale recourbée vers la face inférieure. Fente dorsale très étroite. Nervures bien visibles (pl. III, K). Épiderme supérieur presque toujours double, cellules palissadiques remarquablement courtes. Deux couches cuticulaires, séparées en territoires. Cuticule striée. Poils assez longs, courbes, striés (fig. 5, D). Stigmate discoïdal, anthères et filets soudés, feuilles et épidermes semblables à ceux de *P. macrocalyx* Baker 1883. Ce dernier me semble devoir tomber en synonymie.

20. *Philippia Vigueri* H. Perrier de la Bâthie 1927.

Limbe lancéolé linéaire, fente dorsale large, avec grosse saillie médiane (pl. III, M). Épiderme supérieur double, à parois perforées, poils lisses très petits, cuticule lisse, couche cuticulaire homogène.

21. *Philippia tenuissima* Klotz. 1835.

(= *Ericinella gracilis* Benth. 1839 = *P. gracilis* H. Perrier de la Bâthie 1927).

Feuilles extrêmement petites, ovales, fente dorsale assez large (pl. III, I), nervure médiane visible, cristaux dans le parenchyme.

P. DE LA BATHIE les décrit comme glabres, mais en plus de leurs « petites glandes », elles portent des poils courbes striés. Cuticule avec plissements irréguliers, ondulés ; une couche cuticulaire. Cellules épidermiques arrondies (fig. 5, E). Stomates à parois trilobées, six cellules annexes ; stomates de même grosseur que ceux des autres *Philippia* malgré la petitesse des feuilles (pl. V, L).

22. *Philippia cryptoclada* Baker 1887.

Feuilles à peu près de même aspect que celles de l'espèce précédente, mais plus grandes (pl. III, L). Poils semblables à ceux de *P. tenuissima*, avec en plus quelques poils plus gros. P. DE LA BATHIE (1927) décrit cette espèce comme glabre puis (1930) ne voit plus de démarcation nette entre elle et la précédente. Ce sont à mon avis deux espèces différentes : dans *P. cryptoclada*, deux couches cuticulaires nettes, cuticule plissée, épiderme simple, stomates à bords lisses, sans cellules annexes, à fente parallèle à la nervure principale (pl. V, i), tandis que dans la précédente les fentes stomatiques sont transversales ou légèrement obliques. De plus les étamines de *P. cryptoclada* sont monadelphes, alors que celles de *P. tenuissima* sont libres.

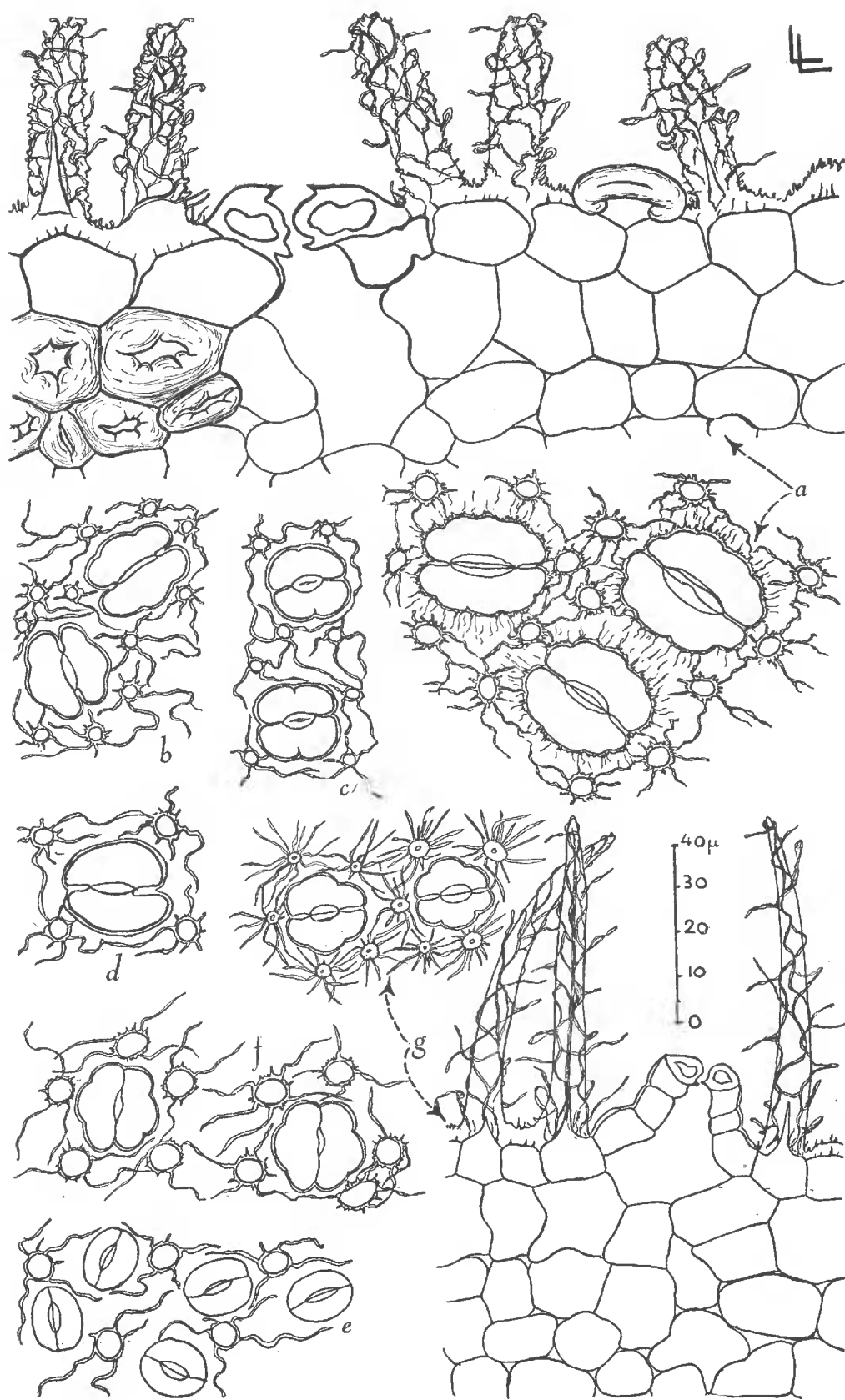
23. *Philippia imerinensis* H. Perrier de la Bâthie 1927.

Caractères floraux semblables à ceux de l'espèce précédente, mais feuilles beaucoup plus allongées, à pétiole beaucoup plus long. Couche cuticulaire homogène, cuticule lisse, épiderme double, stomates sans cellules annexes.

c) Absence de « petites glandes », présence d'oxalate épidermique.

24. *Philippia oppositifolia* H. Perrier de la Bâthie 1927.

Limbe lancéolé, pétiole large et court, fente dorsale elliptique linéaire laissant voir les nervures et non bordée de poils (pl. III, G). Oxalate dans le parenchyme, gros cristaux très volumineux dans les épidermes latéro-ventraux. Épiderme ventral à cuticule striée, poils courts, légèrement striés. Trois couches cuticulaires, les deux plus internes avec petits cristaux irréguliers d'oxalate de calcium. De plus, en des points variables des épidermes latéraux et ventral, de très gros cristaux d'oxalate, groupés en amas irréguliers (fig. 6, C). Parenchyme très fortement oxalifère. Stomates à parois régulières entourés chacun de quatre à cinq gros poils fortement ornementés (pl. V, g).



PL. IV. — a, *P. Humberti*; b, *P. isaloensis*; c, *P. betsileana*; d, *P. Parkeri*; e, *P. myriadenia*; f, *P. capitata*; g, *P. andringitrensis*.

25. *Philippia Goudotiana* Klotzsch. 1834

(= *P. cauliflora* Hochr. 1908).

Feuilles allongées, à long pétiole, fente dorsale très étroite non bordée de poils ornés, crypte divisée en deux parties par un repli très profond des épidermes latéraux. Cristaux volumineux d'oxalate dans le parenchyme, cristaux petits et irréguliers dans les épidermes (pl. III, O), carénule médio-ventrale très marquée. Cuticule striée ainsi que les poils de l'épiderme supérieur. Trois couches cuticulaires (divisées en territoires correspondant aux cellules), la plus interne striée radialement, la moyenne avec de fines striations

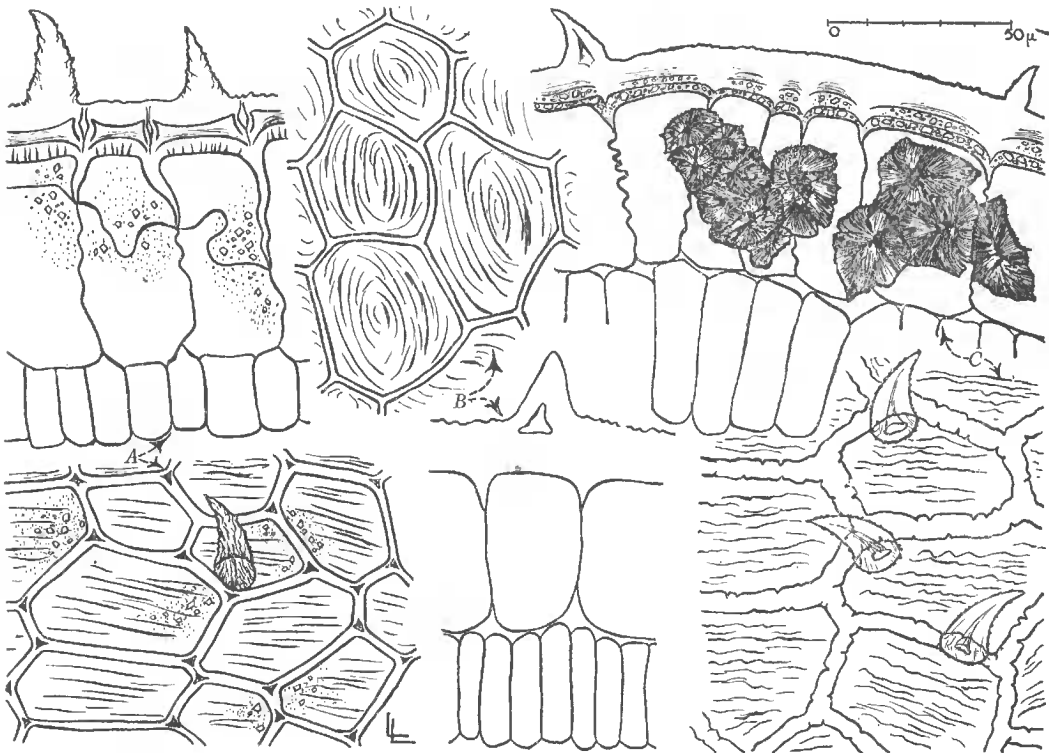


FIG. 6. — A, *P. Goudotiana*; B, *P. Lecomtei*; C, *P. oppositifolia*.

tangentielles, la plus externe homogène. Cellules épidermiques allongées dans le sens radial, dédoublées, avec cristaux irréguliers d'oxalate. Palissades très courtes (fig. 6, A). Cellules stomatiques avec bec externe très marqué, et six cellules annexes (pl. V, n).
d) Absence de « petites glandes » et d'oxalate épidermique.

26. *Philippia Lecomtei* H. Perrier de la Bâthie 1927.

Feuilles lancéolées linéaires, fente dorsale très étroite, oxalate en gros cristaux dans le parenchyme (pl. III, J). Épiderme ventral simple avec poils courts, côniques, lisses, très petits (et non glabre

comme l'indique H. PERRIER). Relief cuticulaire très net, marqué sur les épidermes vus de face, par des plis concentriques. Couche cuticulaire homogène (fig. 6, B). Stomates comme ceux de *P. Goudotiana*.

GROUPE III

ÉPIDERME LATÉRO-VENTRAL COMPLÈTEMENT GLABRE.

27. *Philippia latifolia* H. Perrier de la Bâthie 1927.

Espèce tout à fait distincte par ses feuilles à épiderme latéro-ventral sans poils ni glandes. Feuilles largement ovales-aiguës à fente dorsale très large, laissant voir la face inférieure (couverte de petits poils ornés comme chez toutes les *Philippia*) et les nervures (pl. III, A). Épiderme latéro-ventral exactement de même type que celui de *P. pilulifera* (fig. 4, A), mais sans poils, sans glandes, sans oxalate.

GROUPE IV

POILS COMPOSÉS RAMIFIÉS, POILS SIMPLES DROITS.

a) Poils ramifiés laineux, absence de « petites glandes ».

28. *Philippia pilosa* Baker 1890

(= *Mitrastylus pilosus* Alm et Th. Fr. 1927.)

Feuilles lancéolées, nervures bien visibles, gros cristaux d'oxalate dans le parenchyme (pl. II, F). Poils allongés, minces, creux, très flexibles, d'aspect laineux, groupés en faisceaux volumineux entre lesquels se trouvent les poils simples, lisses, droits, et des papilles fortement convexes, striées, alors que le reste de la cuticule est lisse. Cellules épidermiques aplaties tangentiellement, avec parois transversales épaisses vers l'extérieur, ondulées et minces vers l'intérieur (fig. 7, B). Stomates de même type que ceux de l'espèce suivante. Comme en ce qui concerne *P. Parkeri*, la création du genre *Mitrastylus* ne me paraît pas justifiée.

b) Poils ramifiés laineux, présence de « petites glandes ».

29. *Philippia madagascariensis* A. Perrier de la Bâthie 1927.

Feuille ressemblant beaucoup à la précédente, mais avec fente dorsale ouverte du côté du pétiole (pl. II, C). Épiderme supérieur double, souvent triple. Cuticule striée, deux couches cuticulaires, l'inférieure seule séparée en territoires correspondant à chaque

cellule. (Fig. 7, A). Les parois renferment des masses ovales très biréfringentes, comme dans *P. Humberti*. Stomates réguliers (pl. V, k).

c) Poils ramifiés rigides, présence de « petites glandes ».

30. *Philippia Danguyana* H. Perrier de la Bâthie 1927.

Feuilles ovales obtuses, fente dorsale large, poils composés ramifiés, longs et étroits (pl. II, G). PERRIER rapproche cette espèce de *P. pilosa*, mais elle en diffère beaucoup par la nature de ces poils. Cuticule striée, ainsi que les petits poils simples, les ramifications des poils composés et les papilles. Deux couches cuticulaires non séparées en territoires verticaux. Sable d'oxalate dans les cellules épidermiques (fig. 8, B).

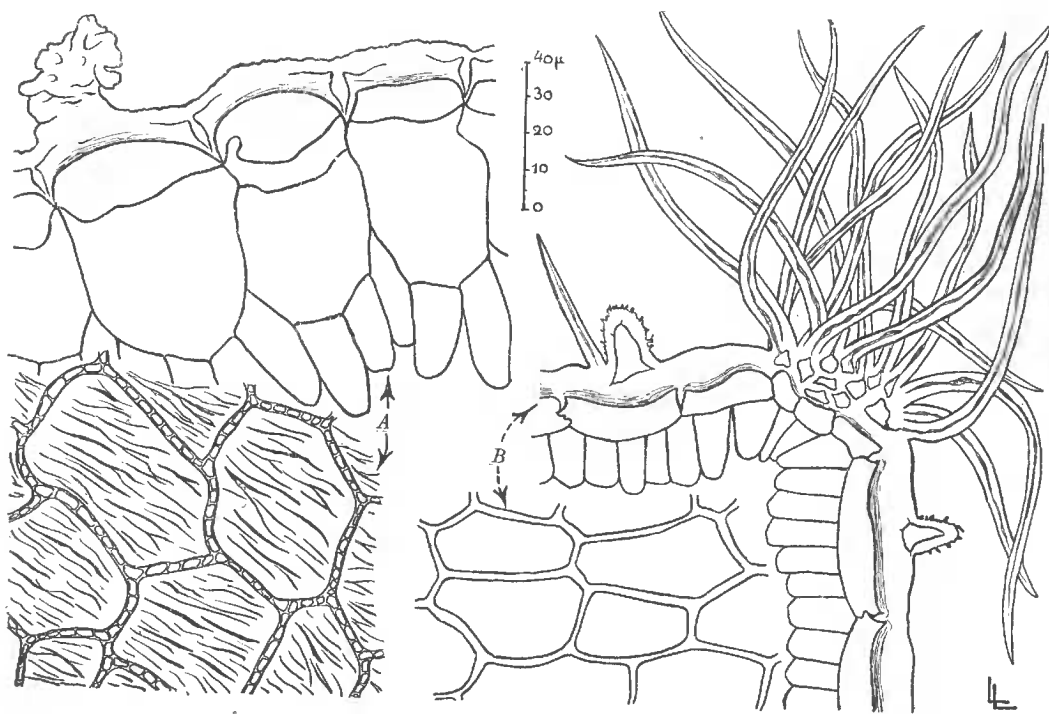


FIG. 7. — A, *P. madagascariensis* ; B, *P. pilosa*.

31. *Philippia ibytiensis* H. Perrier de la Bâthie 1927.

Grandes feuilles ovales aiguës avec formations pilifères ramifiées de même nature que dans l'espèce précédente, mais plus courtes et beaucoup plus larges. Fente dorsale ouverte largement du côté du pétiole, très étroite à l'extrémité opposée, et portant des poils ramifiés (pl. II, B). Épiderme supérieur à cuticule lisse, ainsi que les poils simples et les poils ramifiés. Deux couches cuticulaires. Cellules épidermiques toujours dédoublées, les plus externes for-

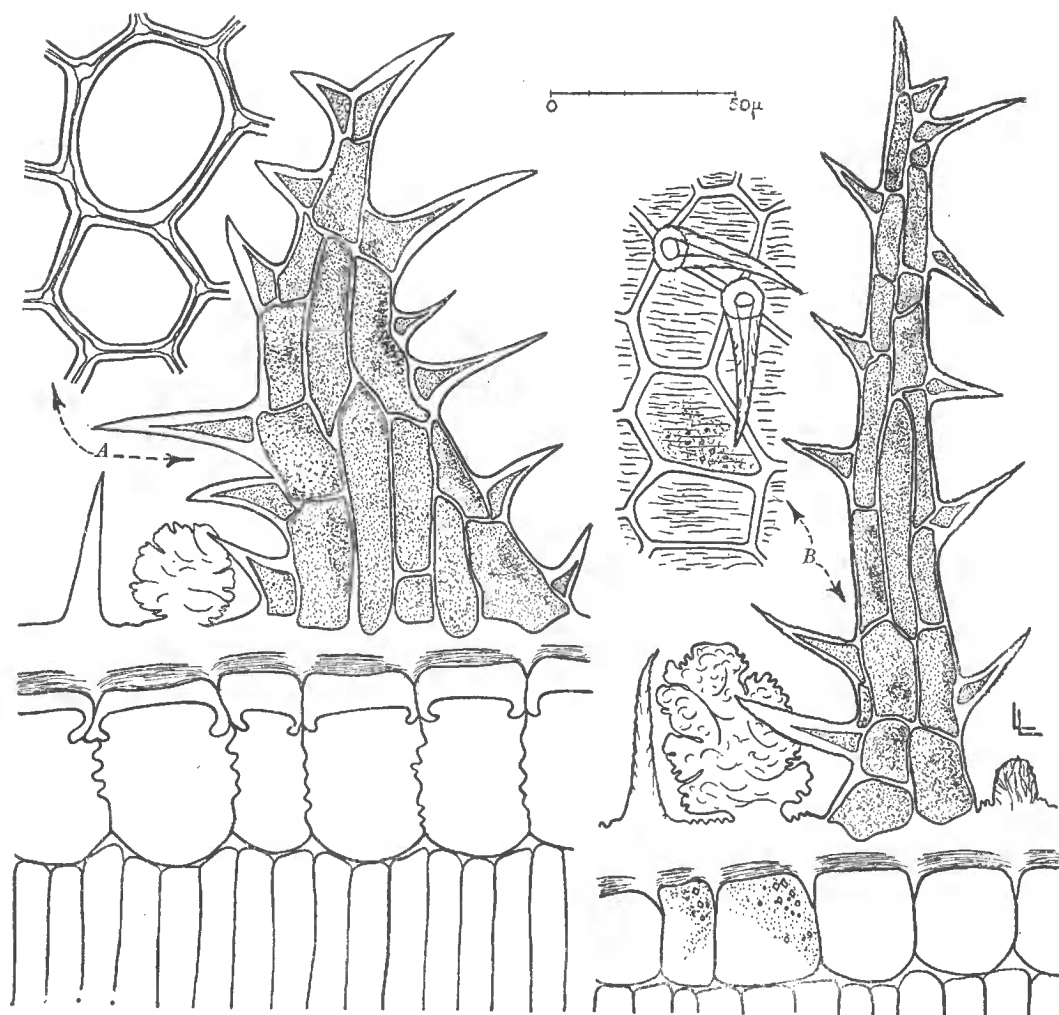


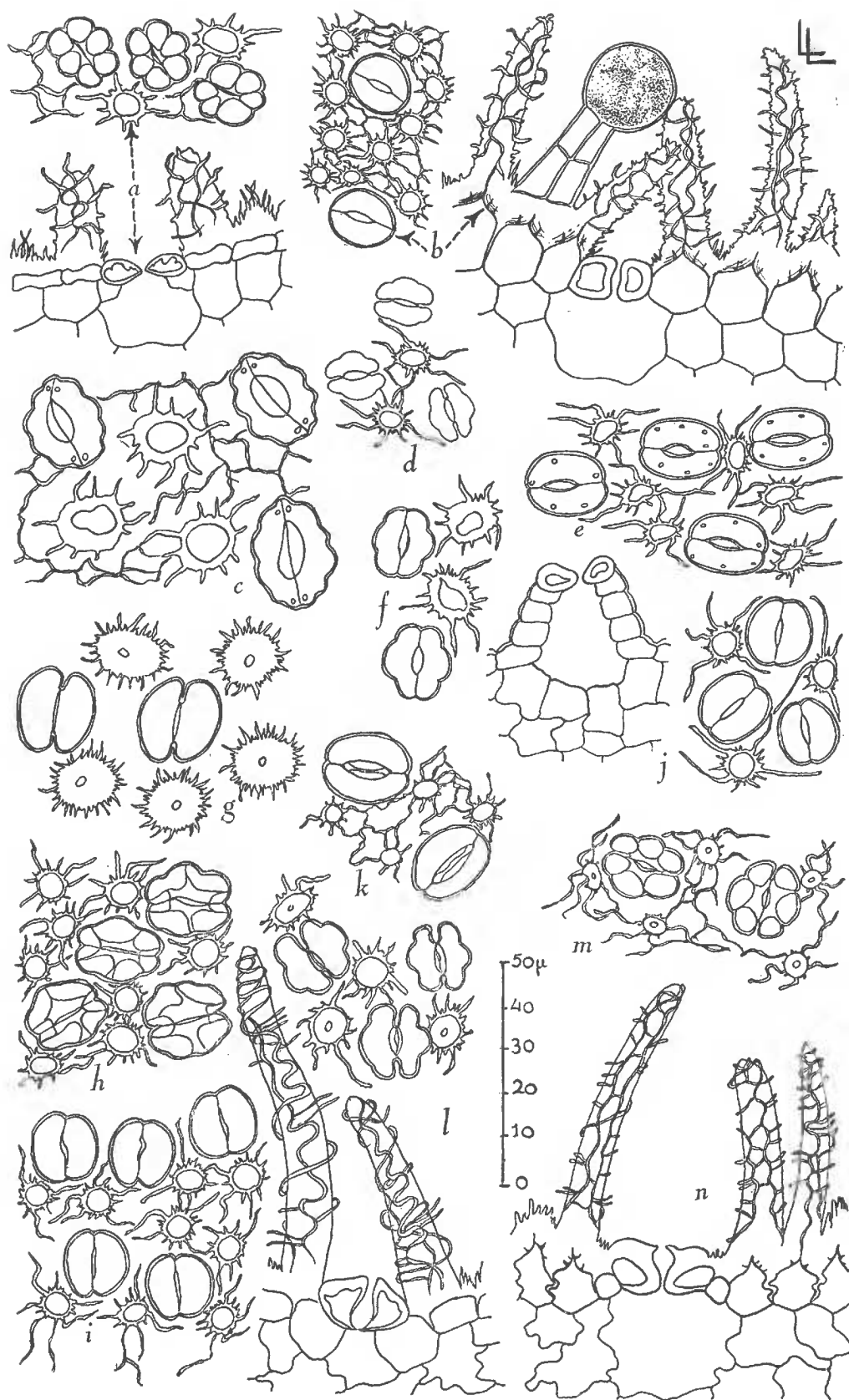
FIG. 8. — A, *P. ibytiensis* ; B, *P. Danguyana*.

mant un bcc très marqué au niveau des cloisons radiales, qui sont ondulées (fig. 8, A).

d) Poils ramifiés rigides, absence de « petites glandes ».

32. *P. ciliata* Benth. 1839.

Feuilles ovales avec grands poils rameux comme ceux de *P. Danguyana* (pl. III, D). Épiderme supérieur avec poils simples de taille variable, à surface très ornée, relief cuticulaire très élevé, plissements dirigés dans tous les sens (fig. 9. B). *P. ciliata* Benth. var. *cinerea* H. Perrier de la Bâthie (pl. III, F) diffère seulement de l'espèce par un épiderme formé d'éléments plus volumineux, à cuticule peu striée, et des poils composés beaucoup plus larges plus rameux et plus courts, mais toutes ces productions sont du même type.



PL. V. — a, *P. adenophylla* ; b, *P. hispida* ; c, *P. aristata* ; d, *P. minutifolia* ; e, *P. oophylla* ; f, *P. pilulifera* ; g, *P. oppositifolia* ; h, *P. tenuissima* ; i, *P. cryptoclada* ; j, *P. heterophylla* ; R, *P. madagacariensis* ; l, *P. leucoclada* ; m, *P. Jumellei* ; n, *R. Goudotiana*.

33. *Philippia Jumellei* H. Perrier de la Bâthie 1927.

Feuilles ovales terminées par une pointe formée d'un poil composé ramifié de même nature que ceux qui bordent le limbe (pl. II, H). Cuticule à relief élevé, plissements parallèles. Couche euticulaire homogène. Épiderme souvent double (fig. 9, A). Stomates avec cinq cellules annexes (pl. V, m).

34. *Philippia leuoclada* Baker 1890.

= (*P. spinifera* H. Perrier de la Bâthie 1927).

Feuilles ovales, nervure médiane non visible, pas d'oxalate (pl. III, B). Épiderme ventral à cuticule s'enfonçant assez profondément au niveau des eloisons radiales, toujours épaisses. Deux

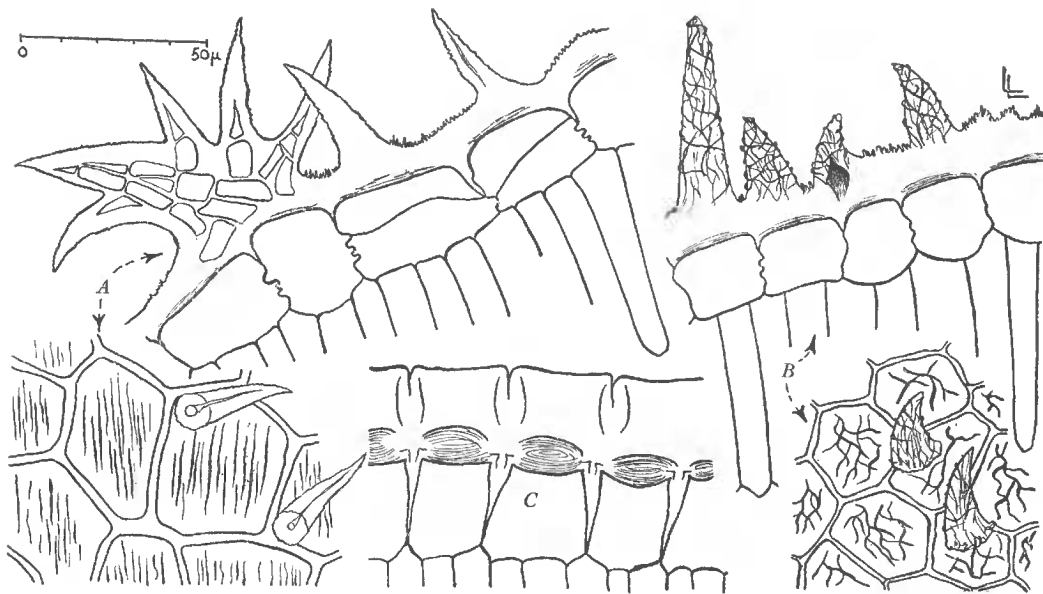


FIG. 9. — A, *P. Jumellei*; B, *P. ciliata*; C, *P. leuoclada*.

couches euticulaires dont la plus interne présente des stries concentriques. Cellules épidermiques parfois dédoublées, concaves vers l'extérieur (fig. 9, C). Cellules stomatiques trilobées, bec interne très net (pl. V, l).

Les épidermes des *Philippia* de Madagascar traduisent bien les variations fréquentes, souvent journalières, des conditions atmosphériques auxquelles ces plantes sont soumises. Le relief cuticulaire, plissement de surface des cellules épidermiques leur permet de se gorger facilement d'eau, qui pourra alimenter les parenchymes sous-jacents, ce qui correspond très certainement à une réserve aquifère épidermique. Les ondulations des parois radiales des cellules épidermiques (fig. 2, B ; 3, E ; 4, A, C ; 5, B, C ; 6, A, E ;

8, A ; 9, A, B) doivent également correspondre à des états successifs d'accumulation d'eau ou d'utilisation de cette réserve. De plus la présence simultanée dans une même espèce de couches cuticulaires épaisses et de stomates surélevés, avec chambre sous-stomatique relativement importante (pl. IV, g et pl. V. j), stomates cependant cachés dans des cryptes et protégés par un indument épais, est certainement corrélatrice des variations fréquentes de l'état hygrométrique de l'air.

Les caractères qualitatifs des épidermes, seuls utilisables en systématique, et précisant les constantes spécifiques de ce groupe, peuvent se résumer dans le tableau ci-dessous ; j'ai introduit en même temps dans ce cadre les caractères des étamines, seuls utilisés dans la classification de ALM et FRIES, et les caractères des stigmates, seuls utilisés par PERRIER DE LA BATHIE. Les trois séries de caractères ainsi associés donnent une classification beaucoup plus naturelle et beaucoup plus rigoureuse :

- I. — Présence de glandes longuement pédicellées et de poils simples ou composés non ramifiés.
 - A. — Présence de « petites glandes », stigmate lobé, couche cuticulaire homogène.
 - a. — Etamines libres, pédicelles glandulaires glabres, cuticule lisse. *P. isaloensis*.
 - b. — Etamines soudées par leurs filets et leurs anthères, pédicelles glandulaires pilifères, cuticule striée..... *P. Parkeri*.
 - B. — Absence de « petites glandes ».
 - a. — Stigmate discoïdal.
 1. — Etamines libres.
 - α. — Pédicelles glandulaires pilifères.
 - Cellules épidermiques sans perforations. *P. andringitrensis*.
 - Cellules épidermiques avec perforation... *P. angustifolia*.
 - β. — Pédicelles glandulaires glabres, cuticule ondulée.
 - Cellules épidermiques à parois radiales très épaisses. *P. hispida*.
 - Cellules épidermiques à parois radiales minces et ondulées. *P. aristata*.
 2. — Etamines soudées par leurs filets, pédicelles glandulaires pilifères, cuticule plissée.
 - α. — Stomates avec cinq cellules annexes... *P. adenophylla*.
 - β. — Stomates sans cellules annexes.
 - Cellules stomatiques à bords trilobés.... *P. minutifolia*.
 - Cellules stomatiques avec boutons cellulotiques. *P. oophylla*.
 3. — Etamines soudées par leurs filets, pédicelles glandulaires glabres..... *P. capitata*.
 4. — Etamines soudées par leurs filets et leurs anthères, pédicelles glandulaires pilifères.
 - α. — Trois couches cuticulaires, les deux supérieures séparées en territoires cellulaires..... *P. trichoclada*.
 - β. — Deux couches cuticulaires non séparées en territoires cellulaires..... *P. myriadenia*.

- b. — Stigmate lobé, pédicelles glandulaires glabres.
 - 1. — Deux couches cuticulaires..... *P. Humberti*.
 - 2. — Couche cuticulaire homogène..... *P. betsileana*.

II. — Absence de glandes longuement pédicellées.

A. — Présence de poils simples.

- a. — Présence de « petites glandes », stigmate discoïdal.
 - 1. — Présence d'oxalate de calcium.
 - α. — Etamines soudées par leurs filets, sable d'oxalate dans la couche cuticulaire interne..... *P. pilulifera*.
 - β. — Etamines soudées par leurs filets et leurs anthères, sable d'oxalate dans les cavités des cellules épidermiques. *P. heterophylla*.
 - 2. — Absence d'oxalate.
 - α. — Etamines soudées par leurs anthères.
 - Couche cuticulaire homogène..... *P. floribunda*.
 - Deux couches cuticulaires.
 - * Non séparées en territoires cellulaires. *P. quadratiflora*.
 - * Séparées en territoires cellulaires..... *P. densa*.
 - β. — Etamines soudées par leurs filets.
 - Deux couches cuticulaires, épiderme simple. *P. cryptoclada*.
 - Couche cuticulaire homogène, épiderme double.
 - * Stomates avec six cellules annexes..... *P. Viguiéri*.
 - * Stomates sans cellules annexes..... *P. imerinensis*.
 - γ. — Etamines libres, couche cuticulaire homogène..... *P. tenuissima*.
 - b. — Absence de « petites glandes », présence d'oxalate, trois couches cuticulaires, cuticule striée, étamines soudées par leurs filets et leurs anthères.
 - 1. — Stigmate discoïdal..... *P. oppositifolia*.
 - 2. — Stigmate lobé..... *P. Goudotiana*.
 - c. — Absence de « petites glandes » et d'oxalate, étamines soudées par leurs filets, couche cuticulaire homogène, stigmate discoïdal..... *P. Lecomtei*.

B. — Absence de poils, étamines soudées, stigmate discoïdal. *P. latifolia*

C. — Présence de poils composés ramifiés laineux, étamines libres, stigmate lobé.

- a. — Absence de « petites glandes », épiderme simple... *P. pilosa*.
- b. — Présence de « petites glandes », épiderme double ou triple. *P. madagascariensis*.

D. — Présence de poils composés ramifiés rigides, étamines soudées par leurs filets et leurs anthères, stigmate discoïdal.

- a. — Présence de « petites glandes, deux couches cuticulaires.
 - 1. — Cuticule striée..... *P. Danguyana*.
 - 2. — Cuticule lisse..... *P. ibytiensis*.
- b. — Absence de « petites glandes ».
 - 1. — Couche cuticulaire homogène.
 - Stries cuticulaires ramifiées..... *P. ciliata*.
 - Stries cuticulaires parallèles..... *P. Jumellei*.
 - 2. — Deux couches cuticulaires..... *P. leucoclada*.

RÉSUMÉ SYSTÉMATIQUE

- 1° *P. angustifolia* (Perr. pro var.) Lavier comb. nov. 1936 = *P. hispida* Baker 1887 var *angustifolia* H. Perrier de la Bâthie, 1927.
- 2° *P. densa* Benth. 1839 = *P. macrocalyx* Baker 1883.
- 3° *P. Goudotiana* Klotz 1834 = *P. cauliflora* Hochr. 1908.
- 4° *P. leudoclada* Baker 1890 = *P. spinifera* H. Perrier de La Bâthie, 1927.
- 5° *P. pilulifera* H. Perrier de La Bâthie 1927 = *P. floribunda* Benth 1838 var. *pilulifera* P. Perrier de La Bâthie 1930.
- 6° *P. pilosa* Baker 1890 = *Mitrastylus pilosus* Alm et Th. Fr. 1927.
- 7° *P. tenuissima* Klotz 1835 = *Ericinella gracilis* Benth. 1839 = *P. gracilis* H. Perr. de La Bâthie 1927.